Rev. Écol. Biol. Sol, 1976, **13** (1): 241-252.

Essai de synthèse sur la phylogénie des Collemboles

PAR

Z. MASSOUD

Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum National
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy

Depuis une vingtaine d'années, plusieurs chercheurs se sont consacrés à la révision des taxa supraspécifiques chez les Collemboles. Les résultats de leurs recherches, publiés le plus souvent sous forme de monographies au niveau générique ou familial, ont permis une meilleure connaissance de la phylogénie de ces groupes. Quelques-uns ont essayé d'établir des schémas de la phylogénie de l'ensemble des Collemboles.

Dans le présent essai, je ne reviendrai pas sur les très anciennes classifications des Collemboles, plus intuitives que rationnelles, établies à une époque où le quart même des espèces actuellement connues n'était pas encore décrit et où l'anatomie et la biologie de ce groupe en étaient à leurs débuts.

Nous envisagerons successivement les cinq travaux consacrés à la phylogénie de l'ensemble des Collemboles en les analysant en fonction des caractères choisis et à la lumière des monographies partielles citées plus haut.

Paclt 1956 (Fig. 1).

Le caractère prédominant dans l'établissement du schéma phylogénique de PACLT est la position de la tête par rapport aux segments postcéphaliques (prognathe ou hypognathe ; à ce dernier, CASSAGNAU préfère le terme d'orthognathe).

Si nous faisons abstraction de la famille fossile des Rhyniellidae, placée par cet auteur à la base du schéma phylogénique, le reste de celui-ci se divise en deux branches :

— La première comprend 5 familles : Protentomobryidae (fossile), Isotomidae, Entomobryidae, Tomoceridae et Oncopoduridae.

— La seconde se subdivise à son tour et comprend d'une part 3 familles : Onychiuridae, Hypogastruridae et Achorutidae, et d'autre part 4 familles : Poduridae, Actaletidae, Neelidae et Sminthuridae.

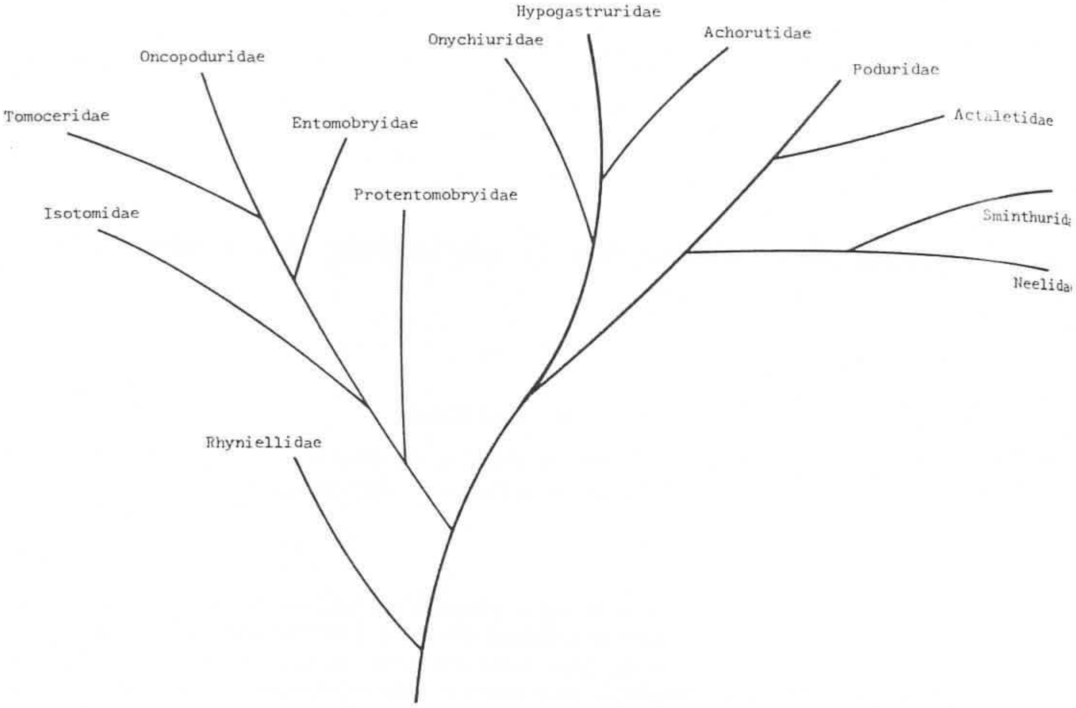

FIG. 1. — Phylogénie des Collemboles d'après PACLT, 1956.

Yosii 1961 (Fig. 2).

Le caractère servant de base à l'établissement des schémas de phylogénie pour les différentes familles ou pour l'ensemble des Collemboles est la chétotaxie.

De l'ancêtre seraient issues 5 branches :

— L'une aurait donné le genre *Podura* (Poduridae dans le texte).

— La deuxième, le genre *Mackenziella* (la famille nouvelle des Mackenziellidae dans le texte), et les Symphypléones (comprenant, dans le texte, les familles : Neelidae et Sminthuridae groupant tous les autres Symphypléones y compris les Dicyrtomides et aussi les Mackenziellidae).

— La troisième branche aurait donné les Isotomidae (dans le texte Anurophorinae, Proisotominae et Isotominae établies par STACH en 1947), Tomoceridae, Oncopoduridae, Entomobryidae (dans le texte) comprenant les Entomobryinae, les Seirinae (dans le texte), les Orchesellinae, les Paronellinae, la famille des Cyphoderidae et le genre *Actaletes*.

— La quatrième branche, les Hypogastruridae (Hypogastrurinae, Xenyllinae), les Onychiuridae (Lophognathellinae, Tetrodontophorinae, Pachy-

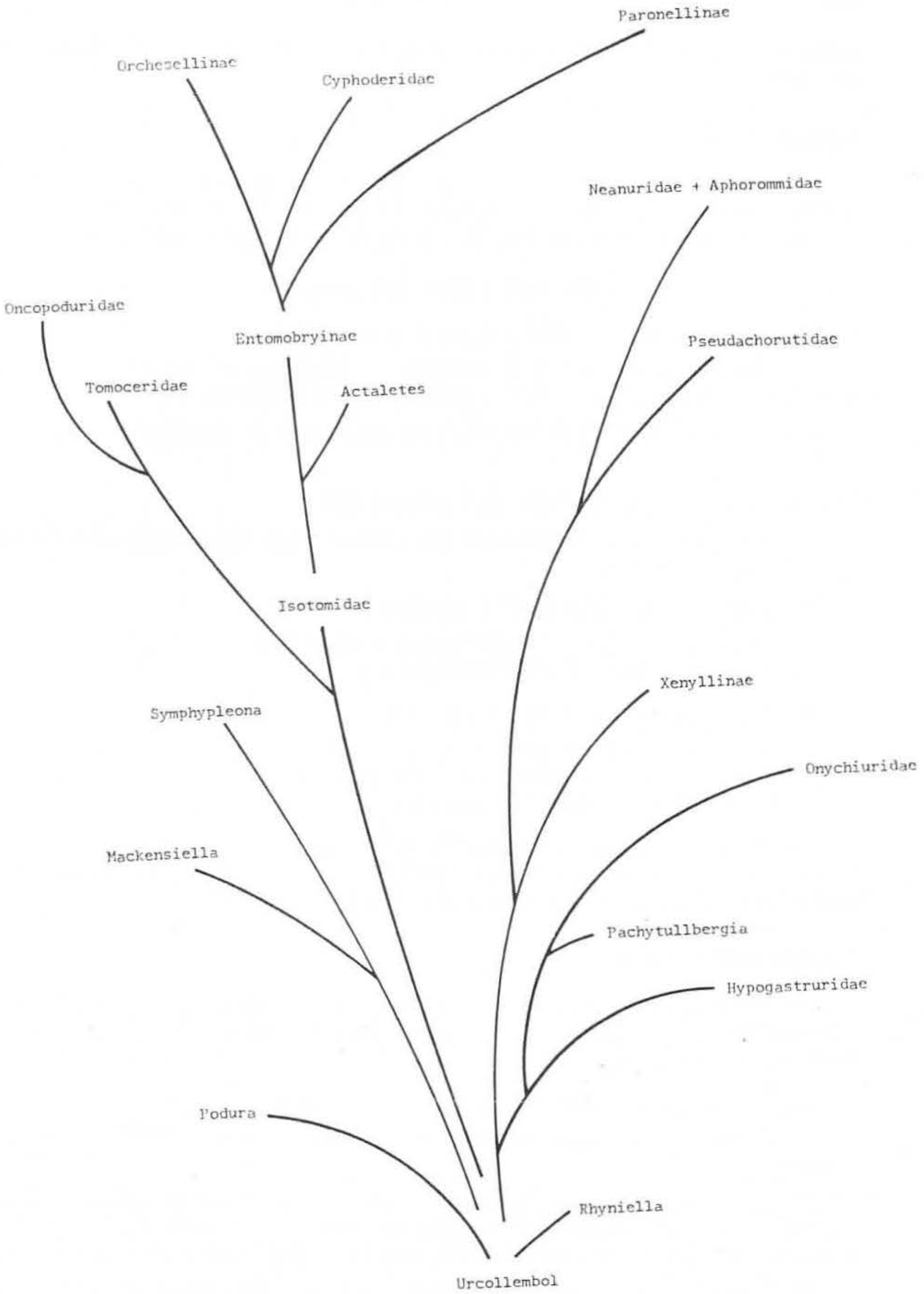

FIG. 2. — Phylogénie des Collemboles d'après YOSII, 1961.

tullbergiinae, Tullbergiinae et Onychiurinae dans le texte), les Neanuridae et les Aphorommidae.

Salmon 1964 (Fig. 3).

Comme Paclt 1956, les grandes lignes de la phylogénie proposée par Salmon sont basées sur la position de la tête. La modification des pièces buccales prend également une place importante dans cette phylogénie.

De l'ancêtre, Salmon fait partir 2 branches :

1) Tête hypognathe, se divisant en 2 sous-ordres :

— Symphypleona avec 2 familles : Neelidae et Sminthuridae (Spinothecinae, Sminthurinae, Dicytrominae, Sminthuridinae).

— Metaxypleona (sous-ordre nouveau) avec 2 familles : Actaletidae et Poduridae.

2) Tête prognathe, se divisant en 2 sous-ordres :

— Arthropleona (comprenant les animaux aux pièces buccales broyeuses) avec 2 super-familles.

- Hypogastruroidea avec 2 familles :

  Hypogastruridae et Onychiuridae (Onychiurinae, Tullbergiinae, Tetrodontophorinae, Pachytullbergiinae).

- Entomobryoidea avec 4 familles :

  Isotomidae (Proisotominae, Anurophorinae, Isotominae établies par Stach 1947). Tomoceridae, Oncopoduridae, Entomobryidae (Paronellinae, Cyphoderinae, Entomobryinae).

— Neoarthropleona (sous-ordre nouveau comprenant les animaux aux pièces buccales modifiées) avec 6 familles : Setanuridae, Neanuridae, Brachystomellidae, Anuridae, Uchidanuridae, Protachorutidae.

Uchida 1971 (Fig. 4).

Prenant en considération la morphologie, le nombre de chromosomes et de manière très simplifiée l'écologie, Uchida établit la phylogénie des Collemboles de façon suivante.

D'un stock ancestral, il fait partir deux branches :

— Arthropleona avec à la base la famille des Poduridae et 2 super-familles.

• Entomobryoidea comprenant d'une part les Oncopoduridae et les Entomobryidae (Cyphoderinae, Paronellinae, Entomobryinae) et d'autre part les Tomoceridae et les Isotomidae (Isotominae, Anurophorinae, Proisotominae).

• Poduroidea comprenant d'une part les Onychiuridae (Tullbergiinae, Onychiurinae, Tetrodontophorinae) et d'autre part les Hypogastruridae et les Neanuridae (Uchidanurinae, Neanurinae, Anurinae, Brachystomellinae).

— Symphypleona avec 2 familles : Neelidae et Sminthuridae (Sminthuridinae, Sminthurinae, Dicyrtominae).

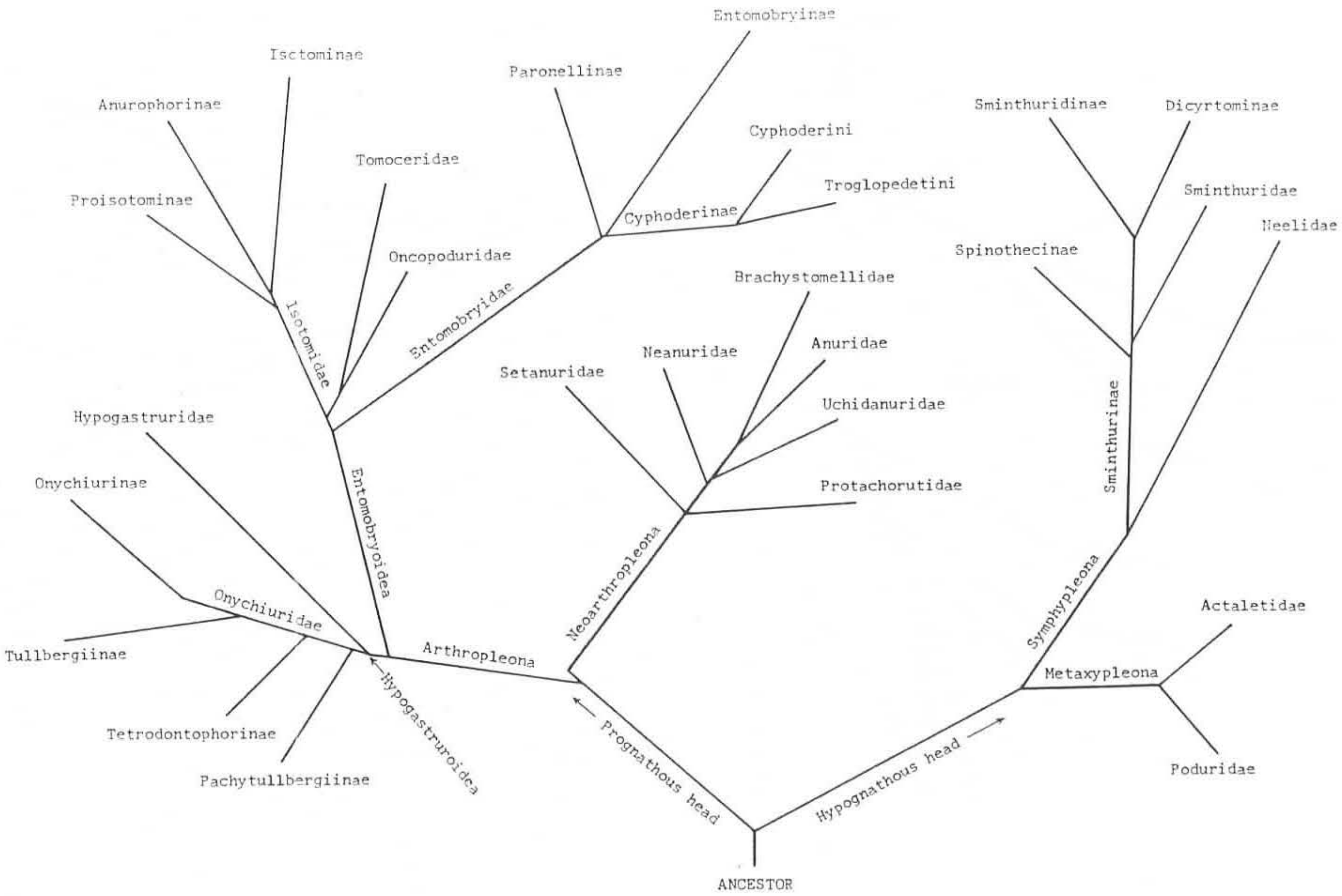

Fig. 3. — Phylogénie des Collemboles d'après Salmon, 1964.

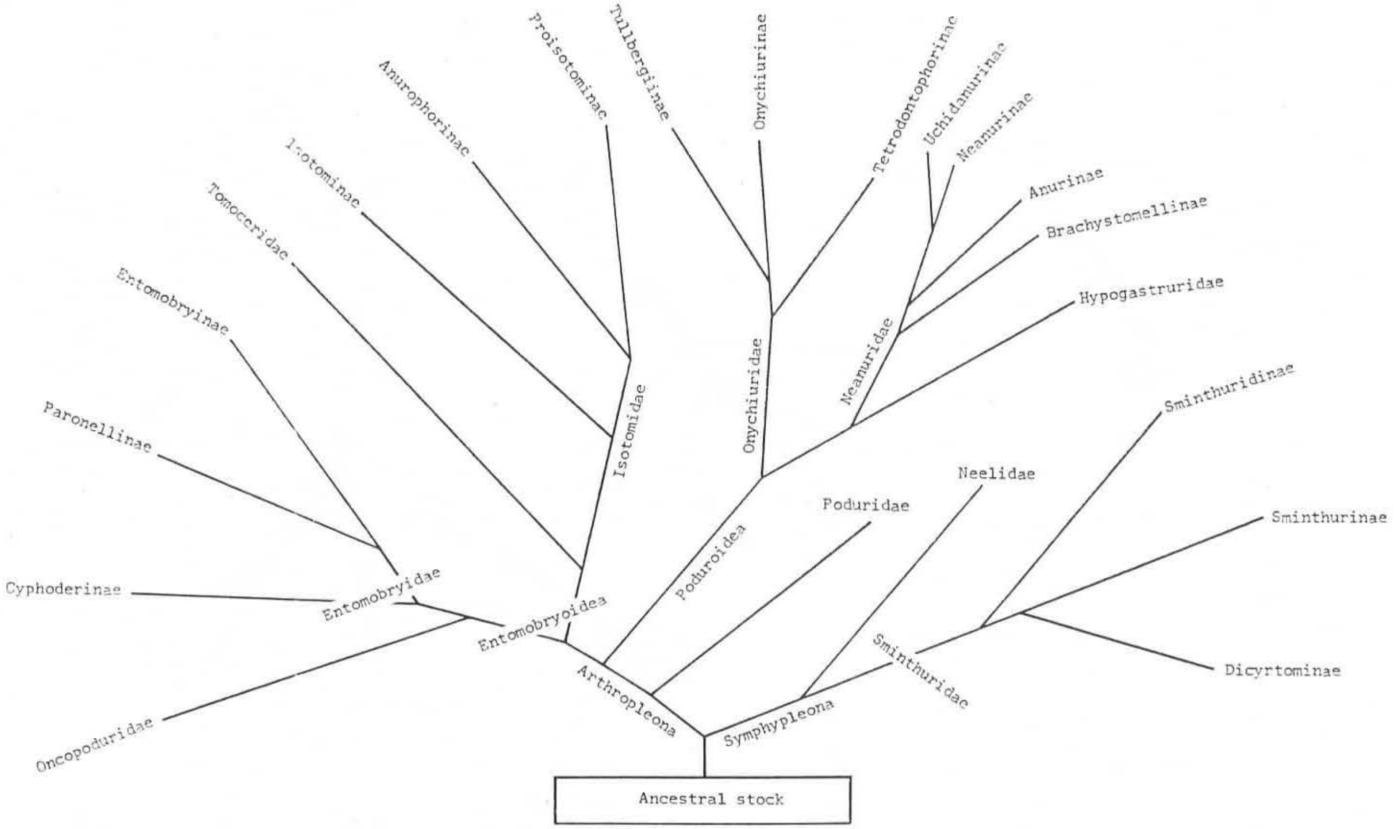

FIG. 4. — Phylogénie des Collemboles d'après UCHIDA, 1971.

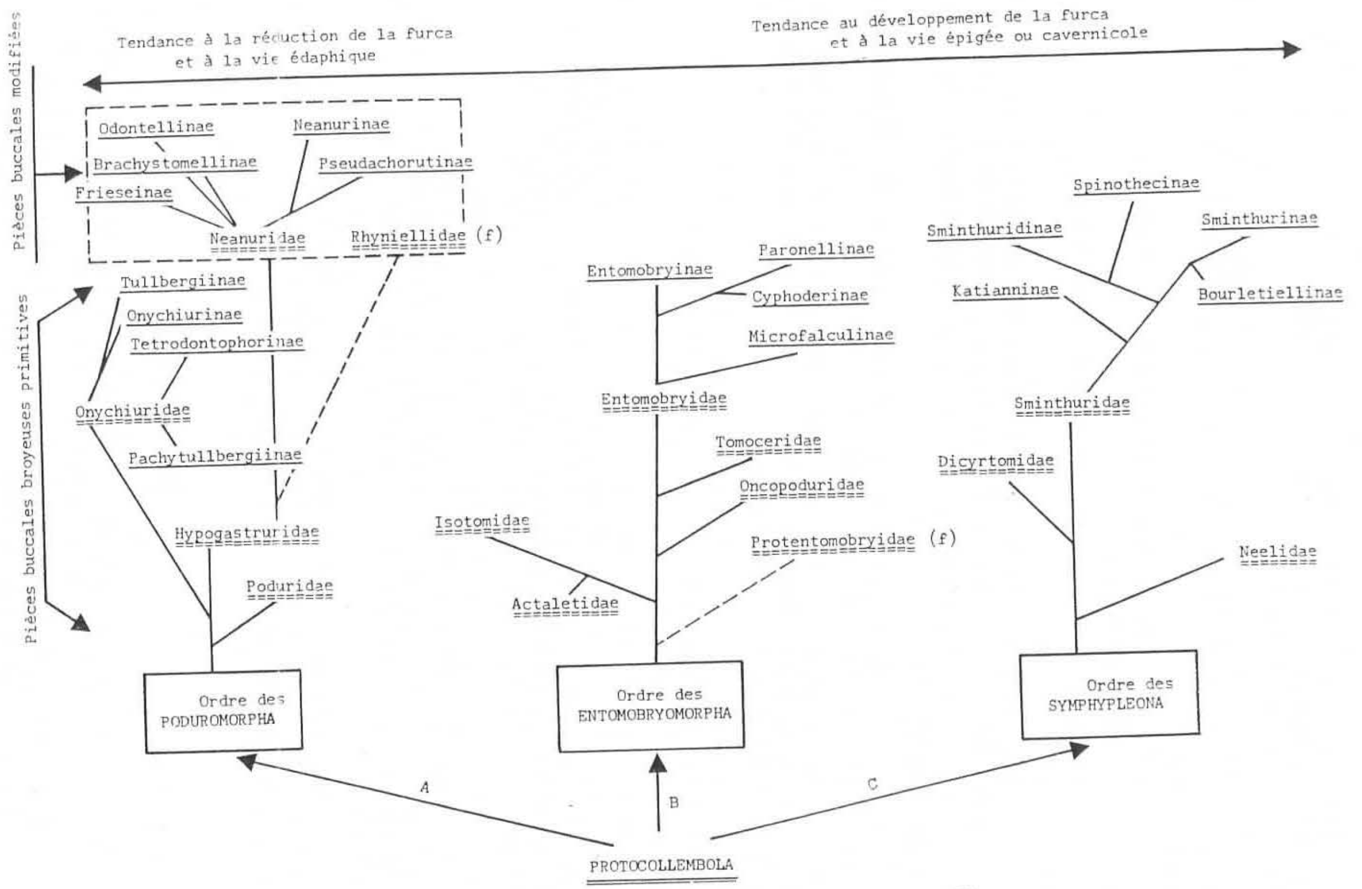

FIG. 5. — Phylogénie des Collemboles d'après CASSAGNAU, 1971.

Cassagnau 1971 (Fig. 5).

Après plusieurs travaux sur la phylogénie des Collemboles Hypogastruridae et Neanuridae, CASSAGNAU publie en 1971 un travail de synthèse sur la phylogénie des Collemboles.

Les travaux de CASSAGNAU et JUBERTHIE 1967-1968 sur les structures endocrines rétrocérébrales ont amené CASSAGNAU à diviser la classe des Insectes en 2 groupes :

— Groupe 1 - Entotrophes comprenant 3 sous-classes : Collemboles, Protoures et Diploures.

— Groupe 2 - Ectotrophes comprenant 2 sous-classes : Thysanoures et Ptérygotes.

L'année suivante, TUXEN, certainement indépendamment des travaux de CASSAGNAU divise à son tour le subphylum des Insectes en 2 classes :

— Entognatha comprenant les sous-classes des Diploures, des Protoures et des Collemboles.

— Hectognatha comprenant la sous-classe fossile des Monoures et les sous-classes des Thysanoures et des Ptérygotes.

CASSAGNAU et TUXEN, par des voies différentes, sont donc arrivés à un même schéma phylogénique des Insectes. L'aboutissement est l'érection des ordres d'Apterygotes en sous-classe.

En ce qui concerne la phylogénie des Collemboles, CASSAGNAU fait descendre d'un ancêtre hypothétique, *Protocollembola*, 3 branches ou, selon les termes de l'auteur, 3 « directions rayonnantes ».

— La branche A correspond à l'ordre des Poduromorpha et comprend 5 familles : Poduridae, Hypogastruridae, Onychiuridae (Tullbergiinae, Onychiurinae, Tetrodontophorinae et Pachytullbergiinae), les Neanuridae (Odontellinae, Brachystomellinae, Frieseinae d'une part et Pseudachorutinae, et Neanurinae d'autre part), la cinquième famille étant celle des Rhyniellidae.

— La branche B correspond à l'ordre des Entomobryomorpha comprenant 6 familles, Isotomidae et Actaletidae d'une part, Oncopoduridae, Tomoceridae et Entomobryidae (Entomobryinae, Microfalculinae, Cyphoderinae, Paronellinae) d'autre part, la sixième famille étant les fossiles Protentomobryidae.

— La branche C correspond à l'ordre des Symphypleona comprenant 3 familles : Neelidae, Dicyrtomidae et Sminthuridae (Katianninae, Sminthurinae, Bourletiellinae, Sminthuridinae et Spinothecinae).

DISCUSSION

Sur trois des cinq schémas phylogéniques que nous venons de résumer, l'ancêtre hypothétique donne naissance à deux branches.

Pour PACLT et SALMON, ces deux branches semblent correspondre ou correspondent uniquement à la position prognathe ou orthognathe de la tête. Ceci conduit, comme l'a remarqué à juste titre CASSAGNAU en 1971, à des rapproche-

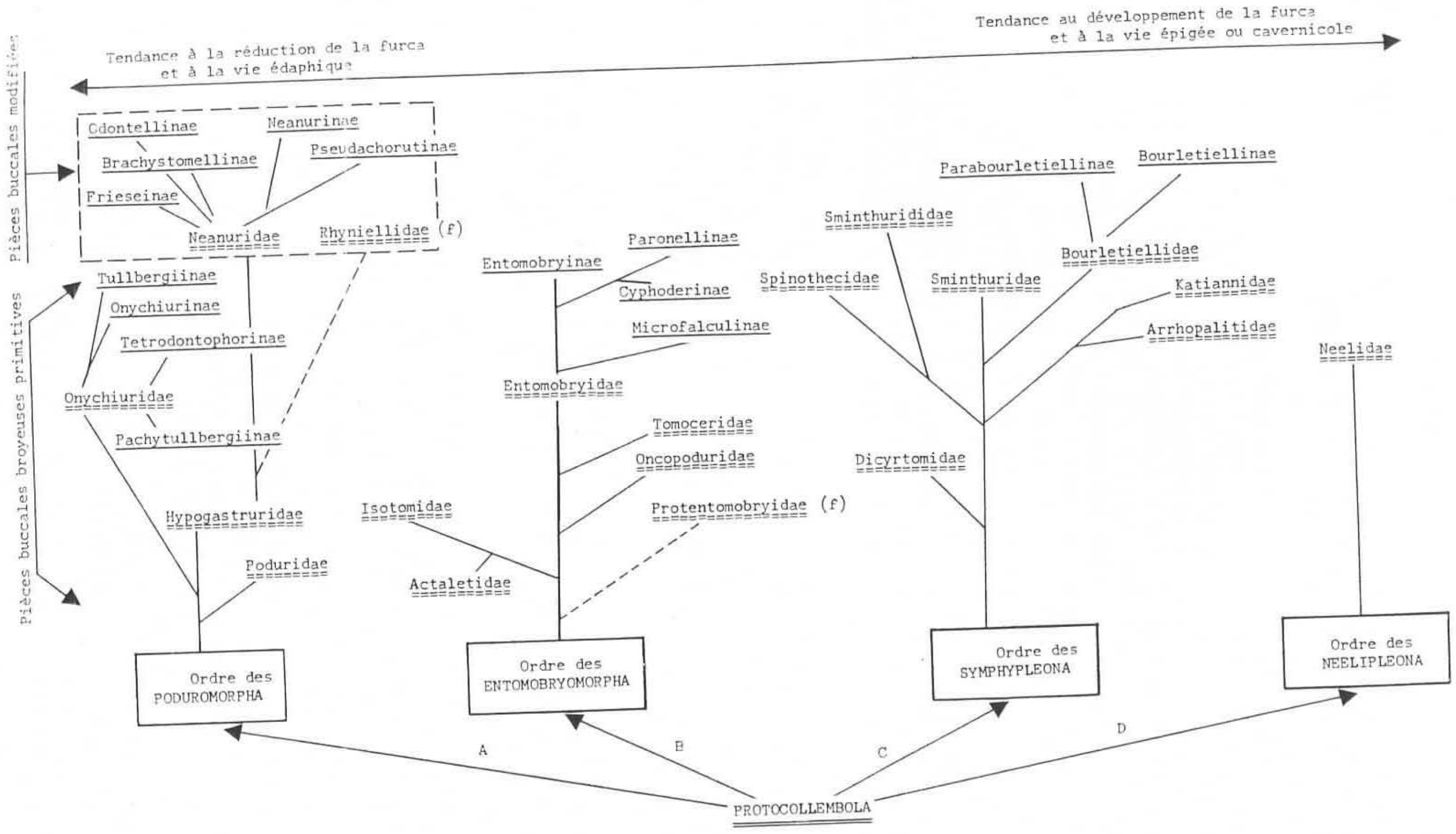

FIG. 6. — Phylogénie des Collemboles.

ments hasardeux de familles tel que la réunion dans le même rameau phylogénique des Poduridae, des Actaletidae et des Symphypleones. De plus, chez PACLT, la branche portant ces deux rameaux est commune avec celle portant les autres Poduromorphes.

Les Poduridae, très proches morphologiquement et anatomiquement des Poduromorphes, surtout des Hypogastruridae, ne peuvent être placés loin de cette dernière famille, mais surtout pas avec les Symphypléones. Le complexe rétrocérébral et la structure du tégument en sont des preuves supplémentaires. Quant aux Actaletidae, bien que d'affinités encore mal connues, on peut, sans risque de se tromper, les classer à côté des Isotomidae. Le genre *Actaletes* n'a de commun avec les Symphypléones que l'orthognathie ; sur la valeur et l'importance de ce caractère nous renvoyons le lecteur aux positions prises par CASSAGNAU en 1971 que nous partageons pleinement.

Si la deuxième branche du schéma de PACLT reste cohérente ne serait-ce que par sa simplicité, il n'en est pas de même de celle de SALMON. En effet celui-ci groupe dans la branche prognathe de son schéma les Hypogastruridae et les Onychiuridae sur le même rameau que les Isotomidae et les Entomobryidae alors que les Neanuridae sensu MASSOUD forment un rameau à part, un sous-ordre à propos duquel nous reportons ici le jugement de CASSAGNAU 1971 :

« Quant à la création par SALMON du nouveau sous-ordre des Neoarthropléones, opposé au complexe Entomobryoidea et Hypogastruroidea, elle ne repose sur aucun critère sérieux, la spécialisation des pièces buccales ne révélant la plupart du temps qu'une adaptation éthologique secondaire très utile à considérer au niveau des tribus ou des genres (MASSOUD 1967 a), mais devant céder le pas devant des structures fondamentales moins malléables au niveau de l'ordre ».

Dans le rameau Entomobryoidea, les familles Tomoceridae et Oncopoduridae sont placées dans le tronc des Isotomidae, à la base de celle-ci, alors que morphologiquement, et nos recherches sur la microstructure du tégument le confirment, elles sont plus proches des Entomobryidae que des Isotomidae.

Le troisième schéma, celui proposé par UCHIDA, ne tient pas compte des Actaletidae. La branche Arthropleona groupe les Onychiuridae, Hypogastruridae et Neanuridae dans le rameau appelé Poduroidea, alors que la famille des Poduridae est placée à part ; ceci constitue un abus de nomenclature.

Les deux autres schémas phylogéniques de YOSII et de CASSAGNAU, bien que partant de critères différents, ne sont pas sans une certaine analogie.

Le schéma proposé par YOSII, malgré la réserve justifiée faite par CASSAGNAU 1971 quant à la chétotaxie employée comme critère de séparation des taxa supragénériques est, à notre avis, peu sujet à des critiques.

La séparation des Poduridae dans une branche à part, la place de *Mackenziella* à la base (ou avec) les Symphypléones, l'absence de rameau pour des Isotomidae (faisant penser à une descendance directe des Entomobryidae à partir des Isotomidae) sont les points faibles de cette phylogénie.

Par contre, la présence des trois branches principales (au lieu de deux) — correspondant grosso-modo aux Poduromorphes, Entomobryomorphes et

Symphypléones — est conforme à l'idée que nous nous faisons de la phylogénie des Collemboles à la suite du système proposé par CASSAGNAU.

Le schéma présenté par CASSAGNAU a l'avantage de prendre en considération les caractères morphologiques classiques, les structures endocrines rétrocérébrales, les tendances à un mode de vie et, pour les Poduromorphes, les types de pièces buccales. La combinaison de ces caractères révèle des ensembles relativement homogènes auxquels l'auteur a attribué des rangs d'ordre.

A la suite de ce que je viens d'exposer, on peut conclure que les phylogénies basées sur des caractères non adaptatifs ou réputés tels (chétotaxie ou structures endocrines par exemple) semblent les plus cohérentes. Les caractères adaptatifs comme les pièces buccales (broyeuses ou modifiées), la furca (bien développée, réduite ou absente), le nombre de cornéules et bien d'autres..., peuvent servir de critères au niveau spécifique, générique ou même sous-familial.

Je profite de ce travail pour compléter le schéma proposé par CASSAGNAU, sans le changer dans ses grandes lignes. Comme l'a suggéré l'auteur, j'inclus dans le schéma une quatrième direction, D, correspondant à l'ordre des Neelipleona avec l'unique famille des Neelidae.

L'ordre des Symphypleona, à la suite des travaux de BETSCH et MASSOUD 1970, donnant à la sous-famille des Sminthuridinae le rang de famille, et de BETSCH, 1974 proposant un découpage de rang familial pour tous les Symphypléones, comprend les familles suivantes : Sminthurididae, Spinothecidae, Arrhopalitidae, Katiannidae, Dicyrtomidae, Sminthuridae et Bourletiellidae (Bourletiellinae et Parabourletiellinae).

Dans le schéma de CASSAGNAU, le genre *Mackenziella* (ou la famille des Mackenziellidae) ne figure pas. J'ai eu l'occasion d'examiner, grâce à l'obligeance de nos collègues HAMMER et HÜTHER, les deux individus de *M. psocoides* récoltés jusqu'à ce jour. A part quelques détails, mes observations n'apportent pas plus de renseignements que l'excellent travail de HÜTHER 1964. Nous écartons donc, comme ce dernier auteur, la possibilité de l'appartenance de *Mackenziella* à l'ordre des Symphypléones.

Malheureusement, le petit nombre d'individus (deux) de *M. psocoides* trouvé jusqu'à ce jour ne nous permet pas d'élucider les incertitudes qui existent quant à la morphologie exacte de cette espèce. Bien que la famille des Mackenziellidae Yosii soit incontestablement bien fondée, il me semble préférable de l'écarter provisoirement du scéma phylogénique et de rester prudent en ce qui concerne sa place au sein des ordres existants.

La phylogénie proposée par CASSAGNAU que nous complétons ici n'est certainement pas définitive. L'avancement des connaissances sur les structures fondamentales des Collemboles, les révisions au niveau des ordres et des familles peuvent introduire des coupures nouvelles et modifier ce schéma. Il est toutefois possible que dans les grandes lignes, ce schéma phylogénique constitue l'ossature des recherches à venir dans le domaine de la phylogénie des Collemboles.

BIBLIOGRAPHIE

BETSCH (J. M.), 1974. — Contribution à l'étude de la reproduction chez les Bourletiellidae, Collemboles Symphypléones. *Pédobiologia*, **14**: 179-181.

CASSAGNEAU (P.), 1971. — La phylogénie des Collemboles à la lumière des structures endocrines rétrocérébrales. I *Sym. Intern. Zoofilog.*, 14-17 octobre 1969, Univ. Salamanca : 333-349.

CASSAGNAU (P.) et (Ch.) JUBERTHIE, 1967. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. I. Le complexe cérébral des Poduromorphes. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, **103** (1-2): 178-222.

— 1967 b. — II. Le complexe cérébral des Entomobryomorphes. *Gen. Comp. Endocr.*, **8** (3): 489-502.

— 1967 c. — Le système neurendocrine des Collemboles et ses aspect phylogénétiques. *Gen. Comp. Endoc.*, **9** (3): 437.

CASSAGNAU (P.), (Ch.) JUBERTHIE et (G.), RAYNAL, 1968. — Structures nerveuses, neurosécrétion et organes endocrines chez les Collemboles. III. Le complexe cérébral des Symphypléones. *Gen. Comp. Endoc.*, **10**: 61-69.

GISIN (H.), 1963. — Pour une réforme de la taxonomie, appliquée aux Collemboles (Insectes Aptérygotes). *Arch. Sc. Genève*, **16**: 211-216.

— 1964. — Synthetische Theorie der Systematik. *Z. zool. Syst. Evolut. forsch.*, **2**: 1-17.

— 1967. — La systématique idéale. *Z. zool. Syst. Evolut. forsch.*, **5**: 111-128.

HUTHER (W.), 1964. — Die systematische Stellung von *Mackenziella psocoides* Hammer (Collembola). *Zool. Anz.*, 173: 120-126.

MASSOUD (Z.), 1967 a. — Monographie des Neanuridae, Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées. in *Biol. Amer. Austr. CNRS* édit. vol. III : 1-399.

— 1967 b. — Contribution à l'étude de *Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926, Collembole fossile du Dévonien. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **4** (3): 497-505.

MASSOUD (Z.) et (J. M.) BETSCH, 1966. — Description de la nouvelle lignée de Collemboles Entobryomorphes : Microfalculinae Massoud et Betsch. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **3** (4): 571-584.

RICHARDS (W. R.), 1968. — Generic classification, evolution and biogeography of the Sminthuridae of the world (Collembola). *Mem. Entomol. Soc. Canada*, **53**: 1-54.

SALMON (J. T.), 1964. — An index to the Collembola. Vol. I. *Roy. Soc. New Zealand.* Bull. **7**: 1-144.

STACH (J.), 1947. — The Apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of Insects : Isotomidae. Acta monogr. *Mus. Hist. Natur. Krakov*, **1**: 1-488.

TUXEN (S. L.), 1959. — The phylogenetic significance of entognathy in Entognathous Apterygotes. *Smith. Misc. Coll.*, **137**: 379-416.

UCHIDA (H.), 1971. — Tentative Key to the japanese genera of Collembola, in relation to the world genera of this order. I. *Sci Rep. Hirosaki Univ.*, **18**: 64-76.

YOSII (R.), 1961. — Phylogenetische Bedeutung der chaetotaxie bei den Collembolen. *Centr. Biol. Labor. Kyoto Univ.*, **12**: 1-37.